

**Le développement spatial et floristique des populations
clonales de peupliers baumier (*Populus balsamifera* L.) au
Nouveau-Québec**

**Spatial Growth and Floristic Chronosequence of Balsam Poplar
Clonal Population in Northern Québec**

**Räumliche und floristische Entwicklung der klonalen
Populationen von Balsampappel (*Populus balsamifera* L.) in
Nouveau-Québec**

Paul Comtois et Serge Payette

Volume 41, numéro 1, 1987

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/032665ar>

DOI : <https://doi.org/10.7202/032665ar>

[Aller au sommaire du numéro](#)

Éditeur(s)

Les Presses de l'Université de Montréal

ISSN

0705-7199 (imprimé)

1492-143X (numérique)

[Découvrir la revue](#)

Citer cet article

Comtois, P. & Payette, S. (1987). Le développement spatial et floristique des populations clonales de peupliers baumier (*Populus balsamifera* L.) au Nouveau-Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 41(1), 65–78. <https://doi.org/10.7202/032665ar>

Résumé de l'article

Les paramètres de l'évolution spatiale des populations donates de peupliers baumier, notamment la superficie totale, la diversité floristique, la forme et le profil des peupleraies sont surtout le reflet du milieu colonisé. Par contre, la distribution spatiale, la croissance et la densité des individus, de même que la forme des clones sont des caractéristiques de l'espèce et dépendent de l'âge de la formation. L'un des aspects les plus constants de la structure des formations est leur développement sous forme de zones concentriques d'expansion. La différence médiane entre l'âge de ces zones correspond à l'âge optimal de maturité à la reproduction végétative. La constitution d'une nouvelle zone peut par contre être retardée, son expression pouvant être influencée par les conditions climatiques. L'expansion du peuplier, se faisant par vagues à des âges différents, conduit à l'établissement d'une zonation dans la végétation de sous-bois. Comme la diversité floristique, la zonation actuelle de la végétation est fonction de l'origine des formations. À l'exception des plages où *Alnus crispa* forme le stade le plus avancé, *Viburnum edule* est l'espèce qui domine le sous-bois des peupleraies, avant l'établissement des conifères, et *Juniperus communis* est le taxon le plus fréquent du stade intermédiaire. Les successions secondaires, ou celles qui s'établissent en sous-zone arbustive de la toundra forestière, débutent par une phase à *Salix* sp. L'influence du peuplier baumier (*Populus balsamifera*) sur le développement de l'humus est notable et semble déterminante au cours des premières décennies après son établissement. Par la suite, la présence locale d'espèces arbustives semble plus importante dans révolution future de l'humus.

LE DÉVELOPPEMENT SPATIAL ET FLORISTIQUE DES POPULATIONS CLONALES DE PEUPLIERS BAUMIER (*POPULUS BALSAMIFERA* L.) AU NOUVEAU-QUÉBEC

Paul COMTOIS et Serge PAYETTE, respectivement Département de géographie, Université de Montréal, C. P. 6128, Montréal, Québec H3C 3J7 et Centre d'études nordiques, et Département de phytologie et Centre d'études nordiques, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

RÉSUMÉ Les paramètres de l'évolution spatiale des populations clonales de peupliers baumier, notamment la superficie totale, la diversité floristique, la forme et le profil des peupleraies sont surtout le reflet du milieu colonisé. Par contre, la distribution spatiale, la croissance et la densité des individus, de même que la forme des clones sont des caractéristiques de l'espèce et dépendent de l'âge de la formation. L'un des aspects les plus constants de la structure des formations est leur développement sous forme de zones concentriques d'expansion. La différence médiane entre l'âge de ces zones correspond à l'âge optimal de maturité à la reproduction végétative. La constitution d'une nouvelle zone peut par contre être retardée, son expression pouvant être influencée par les conditions climatiques. L'expansion du peuplier, se faisant par vagues à des âges différents, conduit à l'établissement d'une zonation dans la végétation de sous-bois. Comme la diversité floristique, la zonation actuelle de la végétation est fonction de l'origine des formations. À l'exception des plages où *Alnus crispa* forme le stade le plus avancé, *Viburnum edule* est l'espèce qui domine le sous-bois des peupleraies, avant l'établissement des conifères, et *Juniperus communis* est le taxon le plus fréquent du stade intermédiaire. Les successions secondaires, ou celles qui s'établissent en sous-zone arbustive de la toundra forestière, débutent par une phase à *Salix* sp. L'influence du peuplier baumier (*Populus balsamifera*) sur le développement de l'humus est notable et semble déterminante au cours des premières décennies après son établissement. Par la suite, la présence locale d'espèces arbustives semble plus importante dans l'évolution future de l'humus.

ABSTRACT Spatial growth and floristic chronosequence of balsam poplar clonal population in northern Québec. Spatial growth parameters of balsam poplar stands in the subarctic (total area, floristic diversity, and stand profile and shape) are highly dependent on the habitat. On the other hand, spatial distribution, density and growth of individual stems are species characteristics, and are related to stand age. The most constant aspect of the studied stands structural physiognomy was the recognition of concentric growth zones. The median age difference between contiguous zones is similar to the asexual reproduction maturity. However, adverse climatic conditions can delay zone formation. The undergrowth floral mimics the structural zonation, and is related to stand origin. With the exception of beaches, where *Alnus crispa* undergrowth constitutes the most evolved stage, *Viburnum edule* dominates balsam poplar undergrowth before the introduction of coniferous species. *Juniperus communis* is the most frequent species of the intermediate stage. Secondary successions and those of the shrub sub-zone of the forest tundra begin with *Salix* sp. The influence of the balsam poplar cover on the humus composition is of consequence, notably in the first decades after the stand establishment. Afterward, the shrubby undergrowth seems preponderant.

ZUSAMMENFASSUNG Räumliche und floristische Entwicklung der klonalen Populationen von Balsampappel (*Populus balsamifera* L.) in Nouveau-Québec. Die Parameter der räumlichen Entwicklung der klonalen Balsam-pappel-Populationen, insbesondere die gesamte Fläche, die floristische Vielfalt, die Form und das Profil der Pappelwälder, sind vor allem ein Spiegel des bewohnten Milieus. Hingegen sind die räumliche Verteilung, das Wachstum und die Dichte der einzelnen Stämme ebenso wie die Form der Klone Charakteristika der Spezies und hängen vom Alter der Formation ab. Einer der konstantesten Aspekte in der Struktur der Formationen ist ihre Entwicklung in konzentrischen Wachstumszonen. Der mittlere Altersunterschied dieser Zonen entspricht dem für die vegetative Reproduktion optimalen Reifealter. Jedoch kann die Herstellung einer neuen Zone durch klimatische Bedingungen verzögert werden. Die Ausdehnung der Pappel, die in Wellen zu verschiedenen Zeiten vor sich geht, führt zu einer Zoneneinteilung in der Vegetation des Unterholzes. Wie die floristische Vielfalt ist auch die gegenwärtige Zoneneinteilung der Vegetation Funktion der Herkunft der Formationen. Die Strände ausgenommen, wo *Alnus crispa* das am weitesten entwickelte Stadium darstellt, ist *Viburnum edule* die Spezies, die das Unterholz der Pappelwälder beherrscht, vor der Niederlassung der Nadelbäume, und *Juniperus communis* ist die häufigste Spezies des Zwischenstadiums. Die sekundären Abfolgen oder diejenigen, die sich in der Busch-Unterzone der Wald-Tundra ansiedeln, beginnen mit einer *Salix*-Phase. Der Einfluß der Balsam-Pappel (*Populus balsamifera*) auf die Entwicklung des Humus ist bemerkenswert und scheint entscheidend in den ersten Jahrzehnten nach ihrer Ausbreitung.

INTRODUCTION

À cause de la longueur relative de la succession végétale par rapport à l'instant d'observation, l'étude de la végétation est souvent restreinte à une description statique. Cependant, il existe certaines situations particulières où le développement des formations végétales reste perceptible dans le paysage forestier. Les exemples les plus frappants viennent des espèces se reproduisant surtout sous forme végétative. En effet, ce mode de régénération entraîne généralement une colonisation concentrique de nouveaux sites, qui se traduit par un profil d'âge décroissant de façon centrifuge (LÉGÈRE et PAYETTE, 1981). On peut alors observer un segment de chronoséquence dans le même site.

Contrairement au phénotype arborescent qui concentre l'ensemble de ses ressources à la croissance verticale d'une seule tige (ABRAHAMSON, 1980), la prolifération de drageons permet une occupation horizontale de l'espace; elle est ainsi directement reliée à l'accroissement du territoire (DOUST et DOUST, 1982).

Le peuplier se présente souvent sous forme de clone en populations naturelles. Ces clones sont composés d'individus (les drageons) de même sexe, génétiquement semblables (GRAHAM *et al.*, 1963), et développent un profil parabolique tronqué (BARNES, 1966) (fig. 1). Par ailleurs, le développement des populations clonales est un phénomène commun chez la plupart des espèces arborescentes du Nouveau-Québec, où les conditions climatiques sont particulièrement contraignantes (PAYETTE et GAGNON, 1979).

Lorsqu'on étudie la structure d'une population de peupliers, on ne peut, en aucun cas, faire abstraction de sa «clonité». En effet, l'organisation et le nombre de clones modifient profondément le rapport des sexes, la taille réelle d'une population, le flux génique et l'influence de la sélection naturelle (COOK, 1983). L'oublier nous ferait perdre la plus grande partie de l'information permettant de suivre son développement.

Il est possible de reconstituer le développement de ces formations à l'aide de zones homogènes caractérisées par une structure d'âge ou de diamètre distincte. BARNES (1966) a reconnu l'existence de ces zones chez *Populus tremuloides* Michx., de même que PELTON (1953) chez *Symphoricarpos occidentalis* Hook. Les populations nordiques de peupliers baumier (*Populus balsamifera* L.)¹ semblent montrer des zones mieux définies, probablement parce que le développement des formations dépend grandement du climat et est, par conséquent, moins continu (fig. 2). La comparaison de la structure de ces zones, en fonction de leur âge, permet donc de suivre le développement des peupleraies.

La présente étude vise d'une part à reconstituer l'évolution d'un clone type par l'analyse d'un certain nombre de situations réelles et caractéristiques. Cette analyse se concentrera sur la résultante de deux types de contacts probables par les populations clonales, soit les contacts intra-clonaux et inter-clonaux. Nous étudierons donc le développement des peu-

pleraies sans tenir compte des contacts interspécifiques. Bien que ce choix soit quelque peu artificiel, la situation très marginale des espèces conifériennes à l'intérieur des peupleraies (COMTOIS, 1977) et leur arrivée tardive (après quelques siècles) dans la succession végétale riparienne, ne permet pas d'envisager une influence maquée des autres espèces arborescentes lors du développement des peupleraies, du moins avant leur régression.

L'ensemble des sites étudiés provient de la région du lac Guillaume-Delisle (56°10'N; 76°30'O), où le peuplier baumier atteint sa limite septentrionale. À cause de la forte influence du milieu sur le développement des populations végétales subarctiques, de la fréquence des peupleraies boréales à la limite des forêts et de la diversité des habitats colonisés (COMTOIS et PAYETTE, 1984), le lac Guillaume-Delisle constitue une région clé pour l'étude de l'écologie du peuplier baumier.

MÉTHODES

L'inventaire et la délimitation des zones de développement (ou d'expansion) ont été effectués au sein de 25 peupleraies, croissant sur 13 sites: Kingaaluuk (KIN), la Tourelle (TOU), le lac de l'Ombre Chevalier (LOC), la péninsule de Low (LOW), la vallée de l'Anurik (ANU), le Goulet (GOU), la baie de l'Aigle Doré (BAD), la Forteresse (FOR), l'île aux Parnassies (PAR), l'île aux Lagopèdes (LAG), la rivière à l'Eau Claire (ECL), l'Échourie (ECH), la pointe aux Peupliers (PAP). Ces 25 peupleraies choisies, soit environ 10 % des populations existant dans la région, ont été divisées en 69 zones d'expansion (fig. 3). À l'exception des caractères s'appliquant à l'ensemble de la formation (origine, sexe et composition clonale), ces zones ont constitué les unités de base d'échantillonnage. Le choix de ces formations a été fait en fonction des régions phytogéographiques du lac Guillaume-Delisle (PAYETTE et FILION, 1975).

Parmi les éléments structuraux permettant d'établir les modalités de développement d'une peupleraie, les plus im-



FIGURE 1. Profil parabolique d'une peupleraie du secteur est de la région du lac Guillaume-Delisle (ECH-1).

Parabolic profile of a balsam poplar stand in the eastern sector of Lac Guillaume-Delisle (ECH-1).

1. Ces populations appartiennent à l'association *Populetum boreale* décrite par DANSEREAU (1959).

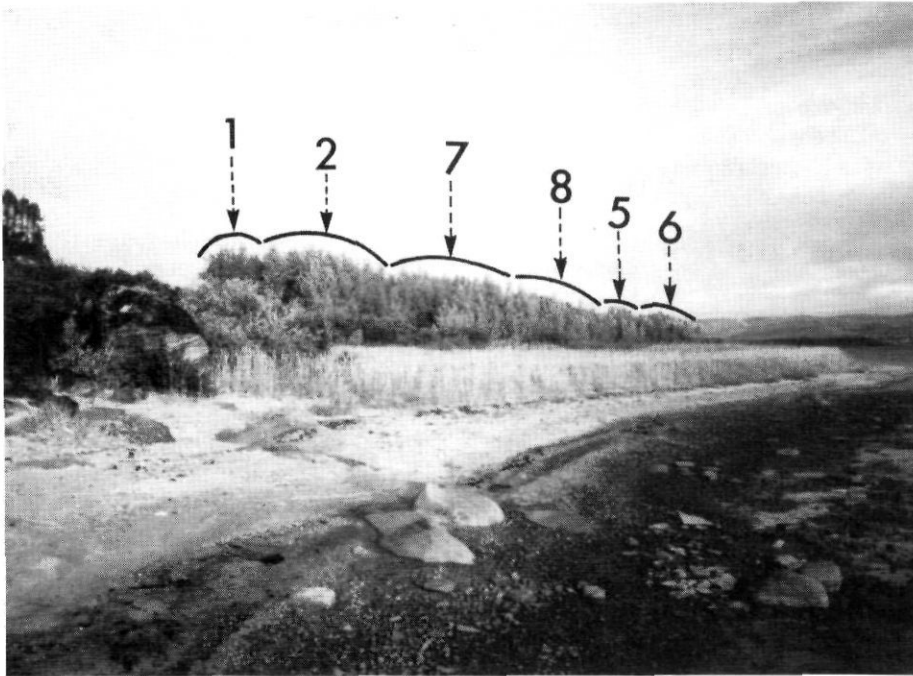


FIGURE 2. Profil discontinu d'une peupleraie de l'île aux Parnassies, lac Guillaume-Delisle (PAR-2). La hauteur maximale de la zone 1 est de 15 m.

Discontinuous profile of a balsam poplar stand on Ile aux Parnassies, Lac Guillaume-Delisle (PAR-2). Maximum height of zone 1 is 15 m.

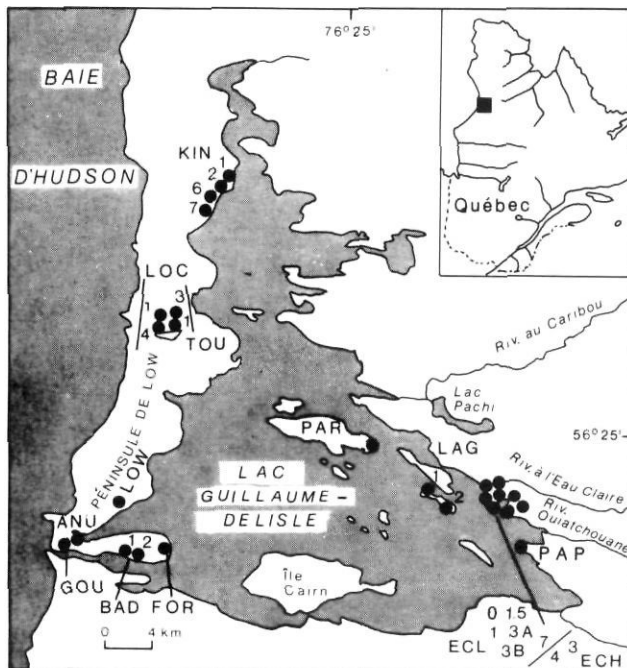


FIGURE 3. Localisation des sites étudiés, lac Guillaume-Delisle. Location map of the sampled sites, Lac Guillaume-Delisle.

portants sont: la forme de la population et de ses zones d'expansion, la distribution spatiale des drageons, la zonation spatiale des classes de diamètre et la flore du sous-bois.

Dans des conditions idéales, les formations établies par la régénération asexuée vont tendre à occuper des zones d'expansion concentriques parfaitement circulaires. Ces conditions idéales ne pourraient être réunies que sur une plage sablonneuse de taille infinie et de pente nulle. La forme de

chacune des zones et de chacune des formations est donc un indice des limites imposées à leur développement. L'analyse de la fréquence de certains types de forme permet ainsi de classer les peupleraies en fonction du degré de résistance imposé à leur développement par le milieu. La forme des populations clonales de peupliers baumier a été déterminée sur le terrain. Afin de comparer de manière objective les diverses formes de peupleraies ou de zones observées dans la nature, l'indice de Morton a été utilisé (HAGGET, 1976). Il est défini par:

$$S = A \times 1,27 / L^2$$

où A est la surface et L la longueur du plus grand axe.

Il est égal à l'unité lorsque la forme est un cercle et à zéro lorsque la forme est réduite à une ligne droite. Afin de calculer cet indice, une cartographie de chacune des populations a été entreprise. Elle consiste à mesurer la direction et la longueur des bordures rectilignes des zones, puis à reporter les polygones ainsi obtenus sur une carte.

Par ailleurs, le processus d'accroissement de la superficie des peupleraies permet d'envisager, selon une suite continue, l'agencement des différentes zones de forme différente à l'intérieur d'une même formation. En effet, les zones, d'âge différent, reproduisent dans l'espace la séquence temporelle des périodes d'expansion des peupleraies. L'examen de cette série permet d'évaluer le succès de ces périodes de colonisation. La taille maximale des peupleraies constitue également un indice des conditions qui prévalaient lors de la colonisation d'un site (STENEKER, 1973; KEMPERMAN et BARNES, 1976).

À l'intérieur d'une zone, les tiges de peupliers se caractérisent par une faible variation de leur diamètre autour d'un diamètre moyen. Il peut cependant exister de fortes variations

quant à la répartition spatiale des individus. Afin de connaître les modalités de cette dispersion, de deux à cinq transects ont été tracés dans chacune des formations et selon le sens du développement. La position et le diamètre de chaque individu rencontré le long de ces transects ont été notés. Afin de visualiser le profil de la formation, la hauteur du plus haut individu de chaque mètre du relevé a été mesurée. Le long d'un transect, le patron de distribution des individus peut être connu grâce à l'algorithme de Wald-Wolfowitz (HAMMOND et McCULLAGH, 1974), en vérifiant à tous les mètres la présence ou l'absence des peupliers. Chaque ensemble linéaire de présences ou d'absences contiguës correspond à un essai. La probabilité du nombre de ces essais peut ensuite être obtenue par la formule suivante :

$$Z = \frac{r - \left(\frac{2n_1 \cdot n_2}{n_1 + n_2} + 1 \right)}{\sqrt{\frac{2n_1 n_2 (2n_1 n_2 - n_1 - n_2)}{(n_1 + n_2)^2 (n_1 + n_2 - 1)}}}$$

où r est le nombre d'essais, n_1 est le nombre de présences et n_2 est le nombre d'absences.

Dans chaque zone, le recensement exhaustif de tous les diamètres (à 30 cm) a été effectué. Dans le cas des zones d'expansion très récentes des formations PAR et FOR, comportant chacune plus de 2 500 drageons, $\frac{1}{10}$ de la superficie estimée par catographie a été couverte par des quadrats équidistants de 1 m², situés sur la ligne bissectrice divisant en parts égales ces zones, perpendiculairement à l'axe de développement. De 40 à 60 placettes ont ainsi été échantillonnées dans chacune de ces zones. Cet inventaire visait à construire une courbe de structure de diamètres et à déterminer l'origine de chacune des zones. Afin de vérifier s'il existe une relation entre l'âge et le diamètre, l'âge de dix individus (ou la moitié des individus présents s'il y en a moins de 10) par classe de diamètre de 2,5 cm a été déterminé. Le dénombrement des individus présents et l'estimation de leur âge a aussi permis de calculer leur croissance moyenne et leur densité.

Afin de comprendre l'influence du peuplier sur le milieu qu'il colonise, des relevés floristiques et d'humus ont été effectués dans les zones d'âge différent. Cette influence s'exprime à la fois par le développement d'un profil pédologique distinct (HOFF, 1957), en raison de l'accumulation d'une litière et d'un humus particuliers et du développement d'un microclimat particulier, lié notamment à la couverture forestière caduque. Une liste floristique comprenant toutes les espèces vasculaires présentes à l'intérieur de chaque zone a été dressée et le pourcentage de recouvrement a été estimé selon les classes de Braun-Blanquet (MULLER-DOMBOIS et ELLENBERG, 1974) sur une superficie de 200 m² (ou sur la superficie totale si elle est inférieure à 200 m²). Un échantillon d'humus a aussi été prélevé dans chacune des zones, afin de déterminer les caractéristiques chimiques suivantes : pH, pourcentage de matière organique, capacité d'échange cationique et quantité de bases totales. Les diverses méthodes

d'analyses chimiques de ces humus sont décrites par McKEAGUE (1977).

RÉSULTATS

LE DÉVELOPPEMENT SPATIAL

Les fréquences des indices de Morton de chaque peupleraie et de chaque zone sont présentées à la figure 4. Dans les deux cas, la moyenne est de 0,28. La figure 5 présente le taux d'augmentation de la superficie des peupleraies en fonction de leur âge. Deux groupes se distinguent nettement, soit celui où le développement est lent et la superficie actuelle réduite (<350 m²) et l'autre où le développement est au contraire rapide et la superficie actuelle relativement grande (>500 m²).

Le calcul de l'algorithme de Wald-Wolfowitz a été fait dans les 38 zones (59 %) d'une longueur minimale de 8 m et qui comprenait au moins deux présences ou deux absences. Parmi celles-ci, seulement deux zones de développement (4 %), soit la quatrième zone du site TOU et la deuxième zone du site KIN, ont montré une distribution contagieuse des individus. Dans tous les autres cas, la distribution était aléatoire.

L'agencement des zones de développement de quelques peupleraies est présenté à la figure 6. Les formations ECL, GOU, et PAR sont représentatives de l'ensemble des variations structurales observées chez les peupleraies boréales, quant à leur origine, leur situation géographique, leur forme et leur composition clonale et sexuelle. En effet, les peupleraies ECL (0, 1 et 1.5) sont polyclonales bisexuées; la peupleraie GOU est monoclonale femelle et la peupleraie PAR est monoclonale mâle. Par ailleurs, la peupleraie GOU est située dans la sous-zone arbustive de la toundra forestière maritime et doit son origine à un lobe de solifluxion, alors que les peupleraies ECL et PAR se sont respectivement développées sur le site d'un feu et d'une plage récente (<250 ans) de la sous-zone forestière continentale. On trouvera aussi à la figure 6 une représentation des diamètres recensés le long de chacun des transects.

La corrélation entre l'âge et le diamètre des 1 860 individus échantillonnés est généralement très bonne pour chacune des zones. L'équation moyenne est

$$\text{âge} = 4,38 \times \text{diamètre} + 13,47.$$

Le coefficient de corrélation moyen est de 0,82 et l'accroissement moyen du rayon est de 0,7 mm/an, quels que soient le sexe de la peupleraie ou sa position phytogéographique. Il semble donc que les liens unissant l'âge et le diamètre soient davantage caractéristiques de l'espèce plutôt que du milieu échantillonné, et que le diamètre permette une estimation valable de l'âge. La hauteur et le diamètre maximaux mesurés chez les peupliers de la limite des forêts sont respectivement de 14,9 m et de 38 cm. La longévité moyenne des individus est supérieure à celle, reportée antérieurement, des populations centrales de peupliers, où les âges peuvent atteindre de 100 à 150 ans pour le peuplier faux-tremble (GRAHAM *et al.*, 1963; FRALISH, 1969) et 135 ans pour le peuplier baumier

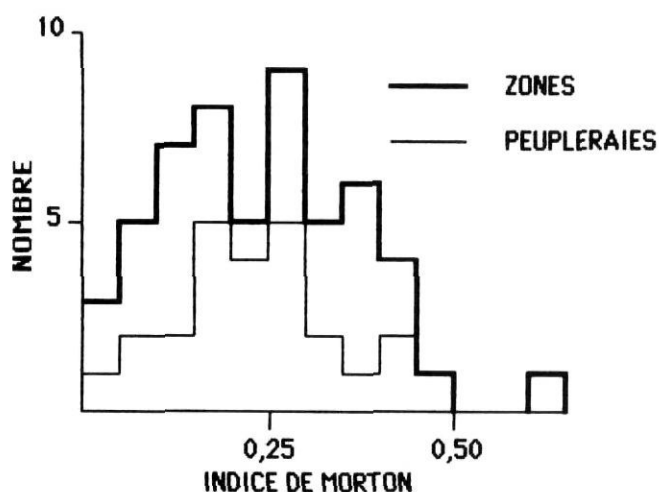


FIGURE 4. Distribution de fréquence de l'indice de Morton: a) pour les peupleraies; b) pour les zones.

Frequency distribution of Morton's index: a) for whole stands; b) for individual zones.

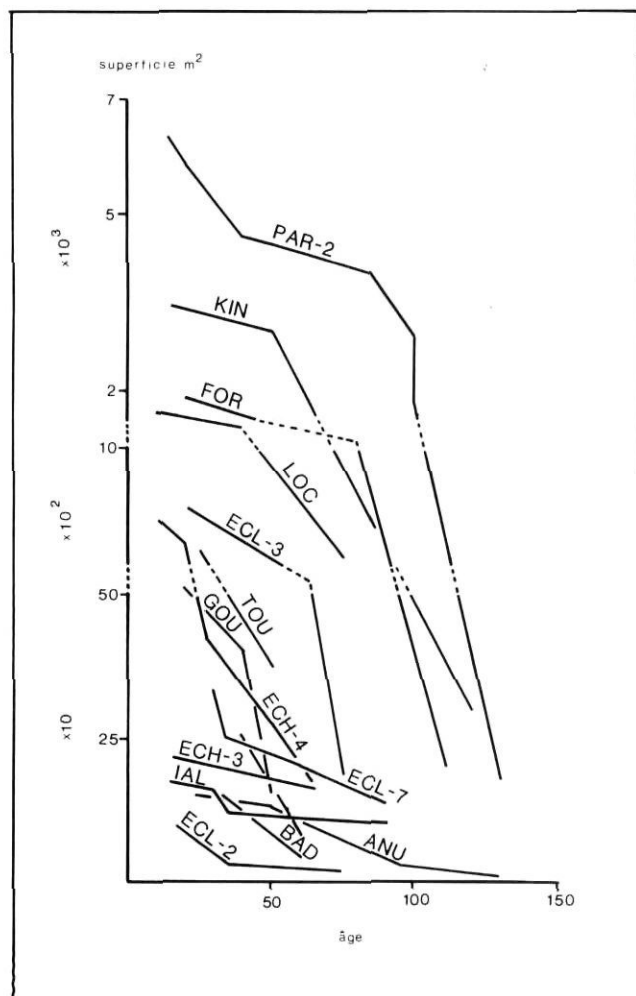


FIGURE 5. Relation entre l'âge et la superficie des zones pour l'ensemble des peupleraies étudiées au lac Guillaume-Delisle.

Relationship between age and area of zones for the studied balsam poplar stands at Lac Guillaume-Delisle.

(ROE, 1965). Les âges maximaux mesurés et estimés lors de la présente étude sont respectivement de 202 et 203 ans. Cette augmentation de la longévité du peuplier en situation marginale a déjà été mentionnée pour les populations de l'Alaska (ROE, 1965) et semble liée à une diminution de la température moyenne annuelle (SHIELDS et BOCKHEIM, 1981). La forme de croissance des peupliers de la sous-zone arbustive de la toundra forestière est généralement arbustive et la hauteur maximale atteinte dépend en grande partie du relief local (fig. 7).

Les éléments prédominants de la physionomie d'une formation, soit la hauteur et la densité de la couverture forestière, dépendent du milieu. En effet, le pourcentage de recouvrement du peuplier est corrélé avec l'origine de la peupleraie ($r_s = .675$, $p < 0,01$), montrant ainsi l'importance du substrat sur le contrôle de la densité des drageons, alors que la strate dominante est évidemment corrélée avec la division phytogéographique ($r_s = .608$, $p < 0,01$). Cette zonation, déduite de la répartition d'espèces conifériennes, peut donc s'étendre à la distribution des peupleraies boréales.

Dans des conditions idéales, le potentiel régénérateur du peuplier est particulièrement élevé. Dans les zones d'expansion récente des peupleraies PAR et FOR, il s'ajoute en moyenne respectivement 230 et 290 individus par année. Toutefois, à mesure que les individus augmentent leur diamètre et qu'ils atteignent la couverture forestière, la compétition intraspécifique abaisse ce taux dans les zones centrales autour d'un individu par an (respectivement 0,73 et 1,24), pour une moyenne annuelle sur l'ensemble de la peupleraie d'un peu plus de 50 individus (respectivement 51 et 55).

La densité des drageons décroît avec le temps (fig. 8), révélant ainsi la baisse progressive du potentiel régénérateur des peupleraies boréales. Les jeunes zones d'expansion montrent presque toutes une structure de diamètre de type exponentiel (fig. 6).

Cependant, cette occupation du territoire n'est pas continue. La distribution des diamètres est en effet répartie en zones distinctes et la différence d'âge moyenne entre zones contiguës est de 24 ans. La figure 9 présente la distribution de fréquence des différences d'âge entre zones contiguës dans les 25 peupleraies étudiées. Les différences d'âge inférieures à 10 ans ne sont probablement pas significatives.

LA ZONATION DE LA VÉGÉTATION

Le tableau I (a, b et c) présente une description de la végétation de peupleraies représentatives. Les relevés sont classés selon l'ordre décroissant de l'âge des zones, alors que les espèces sont représentées de façon à faire apparaître le maximum de ségrégation entre les zones, à l'intérieur de chacune des strates. La zonation de la flore du sous-bois peut être très complexe (v.g. PAR), mais elle est un reflet fidèle de l'évolution du milieu colonisé, qu'elle soit marquée par l'influence du peuplier ou d'autres espèces établies antérieurement. À titre d'exemple, l'examen de la zonation de PAR (fig. 6b) montre un développement demi-circulaire depuis un rebord de terrasse situé à l'ouest (zone 1), et les zones d'expansion (surtout les zones 2; 7 et 3; 5; et 6) se sont

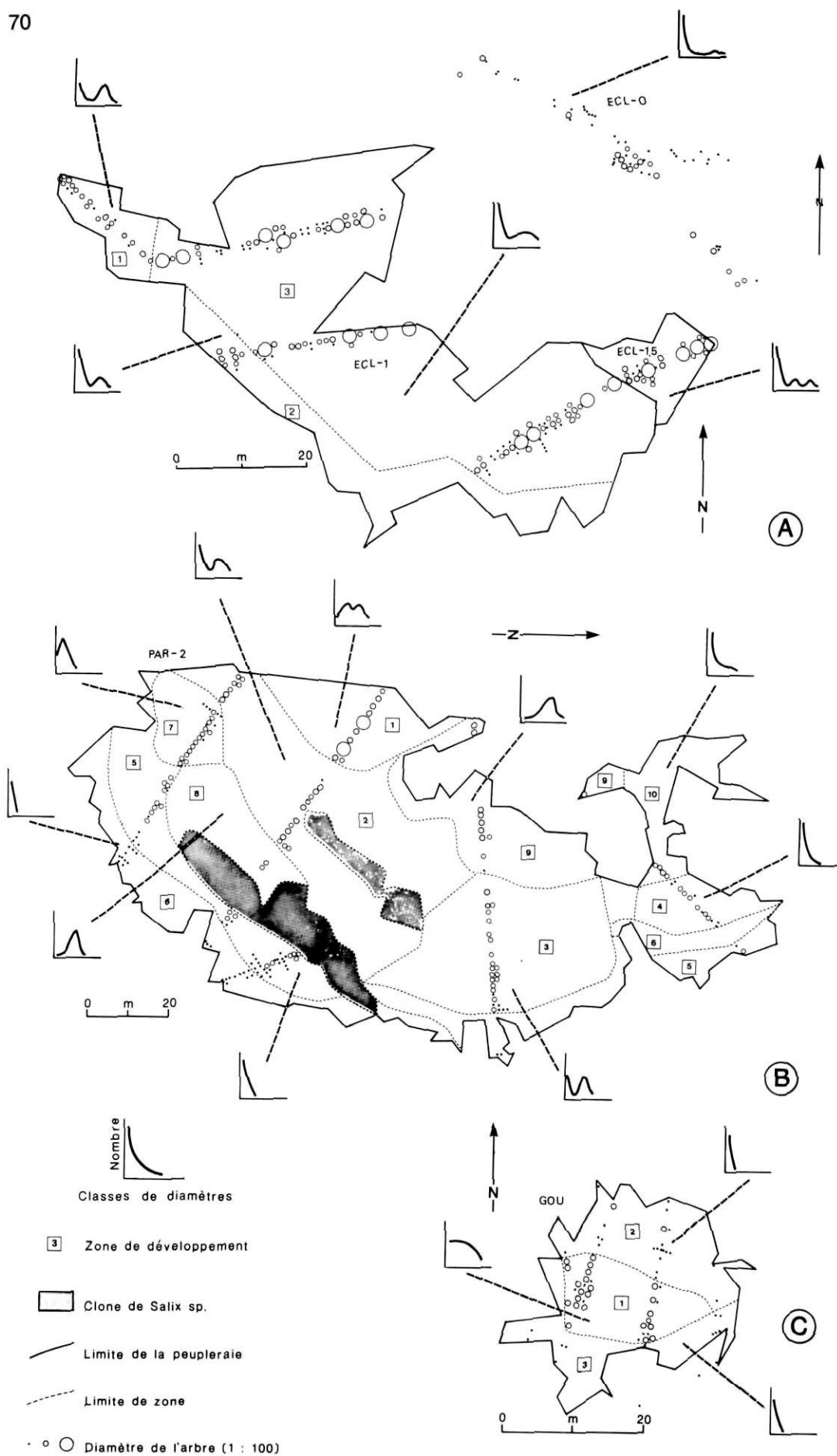


FIGURE 6. Cartographie de peupleraies typiques, lac Guillaume-Delisle (ECL-0, 1, 1.5; PAR-2; GOU).
 Cartography of typical stands, Lac Guillaume-Delisle (ECL-0, 1, 1.5; PAR-2; GOU).



FIGURE 7. Krummholz de peupliers au lac de l'Ombre Chevalier, lac Guillaume-Delisle (LOC).

Balsam poplar krummholz at Lac de l'Ombre Chevalier, Lac Guillaume-Delisle (LOC).

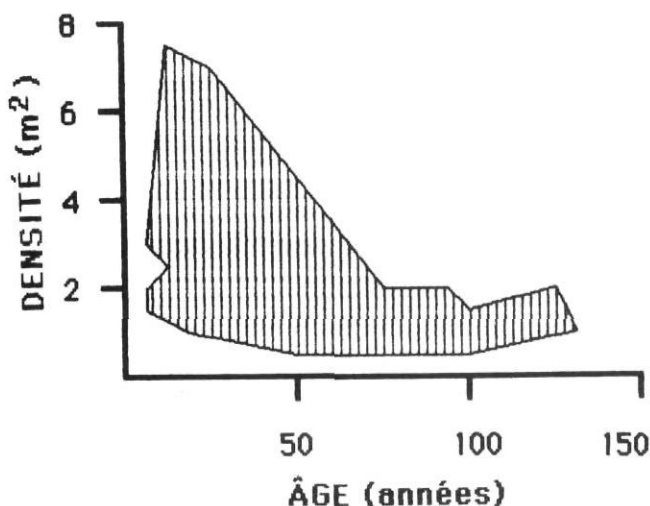


FIGURE 8. Relation entre l'âge et la densité des zones pour l'ensemble des peupleraies étudiées au lac Guillaume-Delisle.

Relationship between zone age and stem density for the studied stands of Lac Guillaume-Delisle.

établies de façon centrifuge à des époques subséquentes, contournant aisément des clones arbustifs de *Salix* (zones noires). Toutefois, plusieurs autres zones complètent la physionomie de cette peupleraie. Elles se distinguent par une flore de sous-bois différente des zones majeures du même âge et sont le résultat direct de la combinaison d'une flore arbustive préétablie s'accommodant bien de la présence du peuplier: *Alnus* en zone 9, *Betula* en zone 10 et *Vaccinium* en zone 4; ou de l'absence d'espèces caractéristiques, comme *Juniperus* en zone 8.

Environ 10 % des taxons présents au lac Guillaume-Delisle y atteignent leur limite nord (PAYETTE et LEPAGE, 1977). Parmi ceux-ci, un certain nombre (20 %) ne se trouve que dans le sous-bois des peupleraies boréales (fig. 10). Elles y trouvent un humus et un micro-climat plus compatibles avec leur affinité boréale, favorisée par des expositions sud-est ou

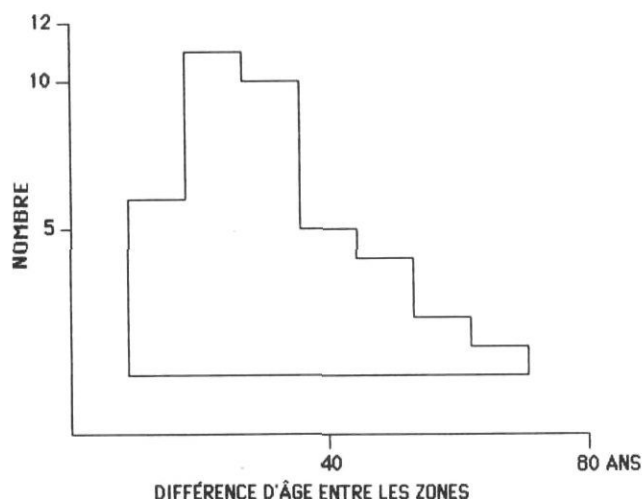


FIGURE 9. Distribution des fréquences des différences d'âges entre zones adjacentes, lac Guillaume-Delisle.

Frequency distribution of age differences between contiguous zones, Lac Guillaume-Delisle.



FIGURE 10. Distribution des espèces vasculaires d'affinité boréale dans les sous-bois des peupleraies du lac Guillaume-Delisle.

Distribution of vascular plants of boreal affinity under balsam poplar cover at Lac Guillaume-Delisle.

TABLEAU 1a
 Relevés floristiques de peupleraies typiques, lac Guillaume-Delisle,
 Île aux Parnassies (PAR-2)

		Zone 1	Zone 2	Zone 3	Zone 9	Zone 10	Zone 8	Zone 4	Zone 7	Zone 5	Zone 6
Hauteur moyenne (m)		10,5	8,25	4,8	5,7	3,6	5,25	3,6	6,15	2,6	1,4
Âge moyen		131	103	99	84	63	56	52	39	22	15
Diamètre moyen (cm)		17,5	15	10	15	7,5	10	10	7,5	5	2,5
Superficie moyenne (m ²)		405	1744	1199	1071	288	342	216	216	1033	655
Densité moyenne /m ²		0,46	0,29	0,52	0,34	0,87	0,86	1,88	0,86	3,14	3,16
<i>Populus balsamifera</i>	Ai	1	2	1	1		1		1		
	as	+	+	1	1	1	1	1	1	3	
	ai	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Alnus crispa</i>		3	3		4		3		+	-	-
<i>Salix planifolia</i>		2	+	+	1	+	+	1		-	-
<i>Juniperus communis</i>		-	-	2	+	1	+	3	3	+	1
<i>Shepherdia canadensis</i>		-	+	+	-		-				
<i>Sorbus decora</i>		-	+	-	-		+				
<i>Betula glandulosa</i>			+	+	+	4		+		-	-
<i>Salix glauca</i>			+	+	+	+	+	+		+	1
<i>Viburnum edule</i>			1		-		+				
<i>Picea mariana</i>	ai		+								
<i>Larix laricina</i>	ai			-							
<i>Salix candida</i>										-	-
<i>Picea glauca</i>	ai								+		
<i>Equisetum arvense</i>		2	2	-	+	+	+	+	1	+	-
<i>Calamagrostis canadensis</i>		+	-	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Ribes glandulosum</i>		2	2		3	1	2	+	+		-
<i>Pyrola rotundifolia</i>		+	1	+			1	+	1	2	-
<i>Empetrum nigrum</i>		-	-	1	-	1		2		-	-
<i>Rubus arcticus</i>		+	1	+	-	+	1		+	1	+
<i>Solidago macrophylla</i>		1	+	+	1	1	+	1	+	+	
<i>Epilobium angustifolium</i>		+	+		+	+	+	+	+	1	1
<i>Pyrola secunda</i>		+	+	+	+		+		+	+	-
<i>Pyrola minor</i>		+	+	+	-		+	+	+		
<i>Linnaea borealis</i>		1		2	+	1		+	+		
<i>Ribes triste</i>		1	+	-	+		+				
<i>Cornus canadensis</i>		2	-			+		1			
<i>Lycopodium annotinum</i>		1		+	-			+			
<i>Arabis alpina</i>		+	+								
<i>Stellaria longipes</i>		+		-							
<i>Dryopteris spinulosa</i>		+			+						
<i>Poa palustris</i>		+									
<i>Poa arctica</i>		+	+	+	-	+		+		+	+
<i>Potentilla tridentata</i>			-	2	-	+		+		+	+
<i>Achillea borealis</i>			+	+	-		+	+	+	+	+
<i>Campanula rotundifolia</i>			+	+		+		+	+	+	+
<i>Stellaria calycantha</i>			-			+	+	+			
<i>Viola renifolia</i>			+		-		+			+	
<i>Hierocloe odorata</i>			-	+							+
<i>Carex brunnescens</i>			-	+	-				+		-
<i>Trientalis borealis</i>			-			+		+			
<i>Botrychium lunaria</i>			-							+	-
<i>Ledum groenlandicum</i>			+			+					
<i>Viola selkirkii</i>			-				+				
<i>Dryopteris phegopteris</i>			+								
<i>Heracleum maximum</i>			-								
<i>Lathyrus japonicus</i>				2				+	2	3	2
<i>Trisetum spicatum</i>				+				+	+	+	+
<i>Elymus arenarius</i>				+	-				+	+	
<i>Carex praticola</i>				-					+	-	+

	Zone 1	Zone 2	Zone 3	Zone 9	Zone 10	Zone 8	Zone 4	Zone 7	Zone 5	Zone 6
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			+		+		1		—	
<i>Solidago multiradiata</i>			—			+	+	+	+	+
<i>Cerastium cerastoides</i>			—					+	+	+
<i>Rhinanthus borealis</i>			+					+	+	+
<i>Juncus</i> sp.			—						+	+
<i>Agropyron trachycaulum</i>			+						+	+
<i>Tanacetum huronense</i>			—						+	—
<i>Potentilla crantzii</i>			—			—		+		
<i>Carex trisperma</i>			—			+				
<i>Deschampsia flexuosa</i>					+					
<i>Luzula parviflora</i>					+					
<i>Potentilla pennsylvanica</i>						+			+	—
<i>Taraxacum lacerum</i>						+				—
<i>Poa</i> sp.						+		+	—	
<i>Ranunculus abortivus</i>						+				
<i>Agrostis hyemalis</i>								+		+
<i>Pedicularis groenlandicum</i>									—	
<i>Epilobium glandulosum</i>									—	
<i>Draba aurea</i>									—	
<i>Hierocloe alpina</i>									—	
<i>Castilleja septentrionalis</i>									—	
<i>Parnassia palustris</i>									—	—
<i>Gentiana amarella</i>									—	—
<i>Erigeron elatus</i>									—	—
<i>Poa glauca</i>									+	+
<i>Luzula spicata</i>									—	+
<i>Lychnis alpina</i>									—	+
<i>Polygonum viviparum</i>									—	—
<i>Calamagrostis neglecta</i>									—	—
<i>Poa alpigena</i>										+
<i>Euphrasia arctica</i>										—
<i>Draba nivalis</i>										—
<i>Draba glabella</i>										—
<i>Poa alpina</i>										+
<i>Ligusticum scoticum</i>										—
<i>Festuca rubra</i>										—
<i>Poa labradorica</i>										—

sud-ouest (fig. 11). Il s'agit de *Urtica dioica*, *Actaea rubra*, *Ranunculus abortivus* et *Ribes lacustre*. D'autres taxons boreaux, sans être exclusifs aux peupleraies, présentent une fréquence élevée. Ce sont *Cinna latifolia*, *Viola selkirkii*, *Valeriana septentrionalis*, *Polystichum lonchitis* et à moindre degré *Galium triflorum* et *Fragaria virginiana* (COMTOIS et PAYETTE, 1984).

La succession végétale commence par un stade pionnier à *Empetrum nigrum* dans les peupleraies établies après feu sur terrasse lichénique (ECL-3, ECH-4). Un deuxième stade, dit de consolidation, est marqué par la présence de *Juniperus communis*, parfois accompagné de *Salix planifolia* (ECL-3). Le stade le plus récent est représenté par *Viburnum edule*, *Alnus crispa* et *Betula glandulosa* et parfois par *Rubus strigosus* (ECL-3). Lorsque la régénération après feu succède à une peupleraie (ECH-3, ECL-1), la succession commence directement avec *Viburnum edule*, accompagné de *Salix planifolia* et d'*Epilobium angustifolium* (ECL-1) ou *Alnus crispa* (ECH-3). Cette espèce subsiste avec *Viburnum edule* et

Dryopteris phegopteris (ECH-3) ou *Rubus strigosus* (ECL-1) dans les zones les plus vieilles. Par ailleurs, si la régénération après feu succède à une formation coniférienne (ECL-7, BAD-2), la succession commence avec *Salix planifolia* et *Alnus crispa* (BAD-2) et se termine par une forte représentation de *Larix laricina* (ECL-7) ou de *Picea glauca* et *Carex bigelowii* (BAD-2). En milieu maritime (FOR), *Shepherdia canadensis* remplace *Salix* sp. au stade pionnier, et *Alnus crispa* subsiste jusque dans les zones les plus vieilles dominées par *Picea glauca* et n'est pas remplacé par *Viburnum edule*.

Lorsque le peuplier colonise une plage, on trouve d'abord, en milieu forestier (PAR-2), *Lathyrus japonicus*, puis *Juniperus communis* accompagné de *Pyrola rotundifolia* ou de *Potentilla tridentata* et enfin *Alnus crispa* et *Salix planifolia*. En milieu arbustif (IAL-1), la succession commence aussi par *Lathyrus japonicus*, mais un stade à *Alnus crispa* lui succède aussitôt.

À la limite des forêts, le peuplier colonise des flancs rocheux et la succession que l'on y trouve est très variée. Elle commence généralement par *Salix vestita* (GOU), parfois accompagné

TABLEAU Ib

Relevés floristiques de peupleraies typiques, lac Guillaume-Delisle, rivière à l'Eau Claire (ECL-1)

		Zone 1	Zone 2	Zone 3
Hauteur moyenne (m)		8,1	9	12,4
Âge moyen		74	74	96
Diamètre moyen (cm)		12,5	12,5	22,5
Superficie moyenne (m ²)		96	288	1348
Densité moyenne /m ²		0,81	0,64	1,26
<i>Populus balsamifera</i>	Ai	1	1	2
	as	2	1	1
	ai	+	+	+
<i>Picea mariana</i>	ai		+	—
<i>Alnus crispa</i>	as	+	3	2
	ai	1	1	—
<i>Viburnum edule</i>	ai	3	2	3
<i>Salix planifolia</i>	ai	2	+	—
<i>Sorbus decora</i>		+	+	+
<i>Betula glandulosa</i>		+		—
<i>Rubus strigosus</i>		1	1	2
<i>Actea rubra</i>		+	+	+
<i>Heracleum maximum</i>		+	+	1
<i>Trientalis borealis</i>		+	+	1
<i>Cina latifolia</i>		+	+	+
<i>Viola renifolia</i>		+	+	+
<i>Dryopteris spinulosa</i>		+	+	+
<i>Lycopodium annotinum</i>		+	+	+
<i>Ribes triste</i>		1	+	+
<i>Equisetum arvense</i>		+	+	+
<i>Petasites palmatus</i>		+	+	+
<i>Calamagrostis canadensis</i>		+	+	+
<i>Streptopus amplexifolius</i>		+	+	+
<i>Ribes glandulosum</i>		2	2	1
<i>Epilobium angustifolium</i>		2	+	+
<i>Cornus canadensis</i>		2	+	1
<i>Solidago macrophylla</i>		2	1	1
<i>Pyrola minor</i>			+	+
<i>Urtica dioica</i>				+
<i>Ranunculus abortivus</i>				+
<i>Geum macrophyllum</i>				—
<i>Stellaria calycantha</i>				—
<i>Botrychium lunaria</i>				+
<i>Carex trisperma</i>			+	
<i>Ledum groenlandicum</i>		+		
<i>Fragaria virginiana</i>		+		
<i>Vaccinium cespitosum</i>		1		
<i>Carex brunnescens</i>		+		
<i>Schizachne purpurascens</i>		+		
<i>Amelanchier barttramiana</i>		+		

de *Juniperus communis* (TOU-3), ou par *Salix glauca* (LOC) parfois accompagné de *Juniperus communis* (LOW). Ensuite, l'on trouve soit directement le stade le plus évolué de *Viburnum edule* (TOU) ou un stade intermédiaire avec *Shepherdia canadensis* (GOU), *Betula glandulosa* (LOC) ou *Sorbus decora* (LOW). À cause de sa situation dans un milieu très rocheux, la formation ANU se maintient à un stade peu avancé, avec la prédominance de *Betula glandulosa*, accompagné de *Juniperus communis* et d'*Empetrum nigrum*.

TABLEAU Ic

Relevés floristiques de peupleraies typiques, lac Guillaume-Delisle, Le Goulet (GOU)

		Zone 1	Zone 2	Zone 3
Hauteur moyenne (m)		4,8	2,4	3,6
Âge moyen		48	37	21
Diamètre moyen (cm)		7,5	2,5	2,5
Superficie moyenne (m ²)		160	220	152
Densité moyenne /m ²		1,51	1,05	2,21
<i>Populus balsamifera</i>	as	3		
	ai	1	3	3
<i>Salix vestita</i>		3	3	2
<i>Viburnum edule</i>		2	1	+
<i>Picea glauca</i>	ai	+	+	1
<i>Juniperus communis</i>		1	1	1
<i>Ledum groenlandicum</i>		+	+	+
<i>Betula glandulosa</i>		+	1	
<i>Empetrum nigrum</i>		+		
<i>Shepherdia canadensis</i>			3	+
<i>Salix glauca</i>			+	+
<i>Vaccinium uliginosum</i>				1
<i>Solidago macrophylla</i>		2	2	1
<i>Mitella nuda</i>		2	2	+
<i>Epilobium angustifolium</i>		+	+	+
<i>Linnaea borealis</i>		2	1	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		+	+	+
<i>Pyrola rotundifolia</i>		+	+	1
<i>Achillea borealis</i>		+	+	+
<i>Carex bigelowii</i>		+	+	1
<i>Rubus arcticus</i>		+	+	+
<i>Deschampsia flexuosa</i>		+	2	
<i>Lycopodium annotinum</i>		1	1	
<i>Trientalis borealis</i>		+		+
<i>Pedicularis</i> sp.		+	+	
<i>Viola pallens</i>		+	+	
<i>Hieracium groenlandicum</i>		+	+	
<i>Botrychium lunaria</i>		+		
<i>Moneses uniflora</i>		+		
<i>Pyrola minor</i>		+		
<i>Viola selkirkii</i>			+	
<i>Calamagrostis canadensis</i>			+	
<i>Habenaria obtusata</i>			+	
<i>Astragalus alpinus</i>			+	
<i>Poa</i> sp.			+	
<i>Senecio pauciflorus</i>			+	+
<i>Anemone parviflora</i>			+	+
<i>Epilobium latifolium</i>			+	+
<i>Potentilla crantzii</i>			+	+
<i>Solidago multiradiata</i>			+	+
<i>Dryas integrifolia</i>				+
<i>Potentilla nivea</i>				+
<i>Lathyrus japonicus</i>				+
<i>Taraxacum lacerum</i>				+
<i>Saxifraga aizoon</i>				+
<i>Tanacetum huronense</i>				+
<i>Campanula uniflora</i>				+
<i>Woodsia alpina</i>				+
<i>Arctostaphylos rubra</i>				+
<i>Saxifraga tricuspidata</i>				+
<i>Draba glabella</i>				+

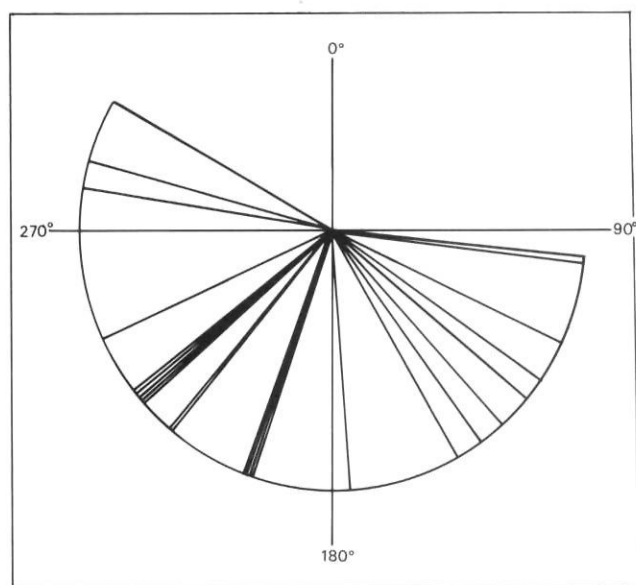


FIGURE 11. Distribution radiale de l'angle d'exposition des peupleraies, lac Guillaume-Delisle.

Radial distribution frequencies of exposition angle of balsam poplar stands, Lac Guillaume-Delisle.

Dans la strate herbacée, *Cornus canadensis*, *Solidago* sp., *Ribes* sp., *Linnaea borealis*, *Mitella nuda* et *Equisetum* sp. se retrouvent indifféremment dans l'une ou l'autre des zones. Ces espèces sont d'ailleurs caractéristiques d'autres types de végétation que les peupleraies (v.g. les aulnaies et saulaies). Il semble donc que leur présence ne soit nullement dépendante de l'évolution des peupleraies.

LE DÉVELOPPEMENT DE L'HUMUS

L'influence du peuplier est très importante sur la composition de l'humus forestier. On observe une différence appréciable dans la composition moyenne de l'humus de l'ensemble des sites analysés avec celle des pessières nordiques étudiées par PAYETTE (1973) (tabl. II). Le pH et la capacité d'échange cationique sont presque deux fois plus élevés sous les peupleraies, passant respectivement de 3,1 à 5,5 et de 29,0 à 53,0. Le pourcentage de saturation en bases est dix fois plus élevé (passant de 9,3 à 63), et ce même taux d'augmentation se retrouve, en moyenne, pour chacune des bases, alors que les bases totales sont 13 fois plus abondantes sous les peupleraies (passant de 2,7 à 37,0). Seul le pourcentage de matière organique est semblable dans les deux types forestiers avec une différence de 20 % en faveur des peupleraies (de 62,0 à 75,0 %).

DISCUSSION

L'EXPANSION DES PEUPLERAIES

Presque toutes les variations observées au niveau de la flore et de l'humus sont sous-jacentes à l'évolution de la structure spatiale des populations de peupliers. Les modalités du développement spatial des populations doivent donc d'abord

TABLEAU II

Comparaison entre l'humus des peupleraies boréales et l'humus des pessières nordiques

	Peupleraies moyenne de 25 sites	Pessières (Payette, 1973)
pH	5,5	3,1
% matière organique	75,0	62,0
Ca (m.e./100g)	17,4	1,7
K (m.e./100g)	2,4	0,34
Mg (m.e./100g)	10,4	0,48
Na (m.e./100g)	0,5	0,12
Bases totales (m.e./100g)	37,0	2,7
% de saturation en bases (m.e./100g)	63,0	9,3
C.E.C.	53,0	29,0

être comprises avant de pouvoir comprendre les autres aspects de l'occupation du peuplier baumier.

Comme il n'existe pas d'évolution marquée de l'indice de Morton lors du développement de chacune des formations (COMTOIS, 1982) et que la forme des zones et de l'ensemble des zones d'une peupleraie est assez constante (fig. 4), il semble que la fréquence de cet indice soit une caractéristique du développement du peuplier baumier, quelle que soit sa situation géographique. La moyenne observée de 0,28 est très près de la valeur d'un quart de cercle (0,25). Cela signifie que les populations de peupliers se développent selon une direction précise, depuis un point central constant. Dans la très grande majorité des cas (84 %), cette expansion s'effectue vers les quadrants sud-est ou sud-ouest (fig. 11). Cette caractéristique est d'ailleurs facilement observable par la distribution des diamètres le long des relevés (v.g. PAR-2).

L'expansion du peuplier après feu est parfois entravée par le développement de populations d'autres espèces arbustives, dont l'apparition est probablement contemporaine de celle du peuplier. La forte croissance du peuplier lui permet de contourner ces obstacles. Dans ces cas, les populations de peupliers développent tout naturellement une forme en U (v.g. ECL-1). Les peupleraies montrant un faible indice (< 0,25) sont soit des sites au bas d'un flanc rocheux (KIN), soit des sites établis sur plage, coincés entre le milieu littoral et le milieu forestier ou arbustif (LOC). Les peupleraies montrant un fort indice (> 0,40) sont limitées sur l'ensemble de leur pourtour par une formation d'un autre sexe (ECL-1,5) ou par une forêt coniférienne (FOR).

Le coefficient de Pearson entre l'âge maximal et la superficie des formations est de 0,638. Cela signifie qu'en général plus une formation est vieille, plus sa superficie est grande. Le développement spatial des clones est donc un processus continu. Seules les limites physiques du milieu pouvant être colonisé restreignent ce développement.

Les peupleraies établies sur plages (PAR-2, FOR, KIN, LOC) et après feux sur les terrasses sablonneuses (ECL-1)

ont toutes une croissance logarithmique et une superficie supérieure à 500 m² (fig. 5). L'ensemble des autres peupleraies connaît une faible croissance et une superficie limitée. La compétition des autres espèces ou une topographie accidentée restreignent donc considérablement le développement des peupleraies.

Sauf dans de très rares cas, notamment celui des peupleraies de la sous-zone arbustive sur substrat rocheux, l'analyse de la position des individus le long des relevés a montré que la distribution des drageons de peuplier était aléatoire. De plus, par la mise à jour du système racinaire d'une formation, COMTOIS *et al.* (1986) ont montré qu'il n'existait pas de lien entre la position d'un drageon et celle du plant mère. Il y a donc une occupation complète et aléatoire du milieu disponible par le peuplier.

Les graines de peuplier baumier ne germent que sur un sol nu et ne supportent aucune compétition. Pendant un certain temps, le peuplier peut se développer sans aucune contrainte. Toutefois, même si l'on observe toujours une diminution relative de la reproduction végétative chez les zones les plus vieilles, une majorité des formations conserve un taux de régénération assez élevé pour qu'il apparaisse nettement dans les courbes de fréquence des diamètres par une tendance vers l'exponentielle négative.

Une majorité de zones se trouvent dans la classe de 10-20 ans (moyenne: 13,4). Dans les autres classes, le nombre de zones diminue régulièrement avec l'âge. Il semble qu'un âge moyen de 13 ans soit nécessaire pour qu'une zone préalablement formée soit prête à donner naissance à une nouvelle zone. Cet âge est près de l'âge moyen minimal rapporté pour participer à la reproduction végétative (HANSEN et KURMIS, 1972). Cependant cette situation est idéale. Dans la majorité des cas, la réalisation de cette maturité se fera attendre, parfois pendant 69 ans (KIN), pour que les conditions du milieu permettent son expression. Par ailleurs, l'apparition de nouvelles zones pourrait bien être sous dépendance climatique. En effet, en sous-zone arbustive, la moyenne des différences d'âge entre les zones (30,1 ans) est significativement différente ($p < 0,01$) de la moyenne des différences d'âge en sous-zone forestière (21,8 ans). Lors du développement des populations de peupliers, une part de leur expansion relèverait donc de l'espèce et une autre du milieu. Seule l'analyse d'un grand nombre de formations permet, en fait, de préciser l'apport de la biologie du peuplier dans son développement.

LA DIVERSITÉ FLORISTIQUE

Le nombre total d'espèces vasculaires dans un site est un indice de diversité floristique difficile à cerner. Il représente à la fois la diversité écologique du milieu échantillonné et l'aboutissement de l'évolution plus ou moins complexe de chacun des sites.

L'origine écologique des peupleraies crée une différence significative ($p < 0,01$) entre les formations établies sur plage (nombre moyen d'espèces: 66) et celles établies après feux (nombre moyen d'espèces: 33). Les formations dont l'apparition dépend de la fréquence des phénomènes périglaciaires présentent un nombre intermédiaire d'espèces (moyenne: 47,8).

Dans ce dernier cas, il est par ailleurs difficile de cerner, dans l'ensemble de la diversité floristique, la part prise par l'origine écologique de celle de la zone phytogéographique. Sachant que le nombre d'espèces est fortement associé à la superficie totale des peupleraies [nombre: $(-8,6 * \text{âge}) - 2\,606$; $r: 0,83$] et que la taille des formations établies sur plage est sensiblement supérieure à celle des formations après feux, la superficie explique une bonne partie de cette variation. Cette relation, prévue selon la théorie de biogéographie insulaire de McARTHUR et WILSON (1967), confirme le fait que, d'un point de vue floristique, l'on puisse considérer les peupleraies boréales comme des îles.

Le deuxième facteur influençant le nombre d'espèces, quoique d'un effet moindre, est le nombre de zones ($r: 0,67$). Cette relation ne s'explique pas par les liens unissant le nombre de zones et l'âge des formations ($r: 0,58$) ou directement l'âge et le nombre d'espèces ($r: 0,62$). Les zones correspondent à des tentatives réussies de la part du peuplier de coloniser de nouveaux milieux. Il est donc normal que la diversité soit liée au nombre de ces essais.

LA CHRONOSÉQUENCE VÉGÉTALE

L'analyse pollinique de l'humus actuel et subactuel des peupleraies étudiées (COMTOIS et PAYETTE, 1984) a permis de confirmer l'origine écologique des peupleraies et de dégager les principales phases de leur développement. Ces dernières sont surtout dépendantes de la situation phytogéographique des formations et des conditions climatiques récentes. La zonation floristique actuelle des peupleraies est donc une bonne expression de la séquence stratigraphique réelle qui a conduit à l'établissement de la zone la plus vieille.

Chacune des peupleraies étudiées connaît un développement qui lui est propre. Toutefois, selon leur origine et leur situation géographique, elles suivent toujours un modèle assez bien caractérisé. À l'exception des peupleraies isolées au sein de formations conifériennes (BAD-2, ECL-7) et des peupleraies établies sur plage (FOR, IAL-1, PAR-2), le stade avancé de la succession de la flore de sous-bois est représenté par *Viburnum edule* (tabl. I).

De plus, la zonation de la végétation dans chacune des formations et, par extension, la succession végétale ayant menée aux zones les plus vieilles, est fortement influencée par l'origine des formations et, le cas échéant, par la végétation antérieure. Dans la majorité des cas, la zonation actuelle permet de reconnaître trois étapes importantes de la succession: un stade pionnier, souvent herbacé; un stade de consolidation généralement dominé par une strate arbustive basse; et un stade plus évolué, représenté par les zones les plus vieilles et dont la physionomie et la structure d'âge laissent croire à une stabilisation de la succession végétale, avant un remplacement probable par des formations conifériennes.

Bien que la succession conduise à une phase évoluée semblable, représentée par *Viburnum edule*, ses modalités sont moins déterminées en sous-zone arbustive que dans la sous-zone forestière de la toundra forestière; les variations observées concernent surtout la phase intermédiaire, car la colonisation débute généralement par une saulaie. Le stade

de consolidation serait surtout influencé par la proximité de semenciers, car le substrat est semblable d'un site à l'autre. Par ailleurs, c'est *Juniperus communis* qui est l'espèce la plus fréquente lors de la succession primaire.

PROPRIÉTÉS DE L'HUMUS

Ce sont probablement les différences importantes entre la composition chimique de chaque humus, beaucoup plus qu'un micro-climat particulier, qui expliquent la forte différence entre les flores de sous-bois des peupleraies et des pessières. Bien que l'influence du peuplier sur la constitution de l'humus soit importante, elle montre peu d'évolution directionnelle lors du développement des peupleraies. C'est donc au début de la constitution des peupleraies (passage d'un sol nu à un sol forestier) que le développement pédologique est le plus marqué, notamment au niveau du pH, du pourcentage de matière organique et de la capacité d'échange cationique. Par la suite, l'évolution pédologique, surtout en ce qui concerne les bases échangeables, semble fortement dépendante des différences dans la composition de la flore accompagnant le peuplier.

CONCLUSION

Dans la zone hémiaïrctique, le peuplier baumier colonise trois types de milieu: les plages, les brûlis et les lobes de solifluxion. La répartition actuelle de l'espèce (COMTOIS et PAYETTE, 1984) et la fréquence des populations polyclonales (COMTOIS *et al.*, 1986) laissent croire que chacun de ces milieux peut être colonisé par le peuplier avant que ne s'établisse un lit de végétation herbacée ou arbustive, qui inhibe la germination de ses graines.

En l'espace de quelques dizaines d'années, le plant mère développe une population clonale importante en occupant de façon aléatoire l'ensemble du territoire mis à sa disposition (quelques milliers de m²). Le processus d'expansion est répété plusieurs fois, à intervalles réguliers, jusqu'à ce que la saturation du milieu physique disponible limite la portée de la croissance végétative. La résultante est généralement un développement unidirectionnel, et la rapidité de sa progression lui permet de contourner les populations arbustives apparues en même temps que lui.

Le processus d'expansion, tel que révélé par la distribution spatiale des classes de diamètres, est parfaitement mimée par la végétation de sous-bois. L'âge du clone (ou de la zone) est donc le principal facteur évolutif de la végétation sous-arborescente. Toutefois, le milieu colonisé détermine le nombre et la succession des espèces. Dès que le peuplier domine le milieu et devient le principal facteur micro-climatique, sa litière et l'humus qu'il produit se stabilisent et ne semblent pas influencer l'évolution subséquente du clone.

La peupleraie boréale ne constitue donc pas une entité homogène, tel qu'auraient pu le laisser croire les études phytogéographiques antérieures, mais se compose d'un ensemble de zones d'âge et de dynamisme différents. L'oublier nous ferait perdre la plus grande partie de l'information encore perceptible sur les processus ayant mené à l'établissement et au développement des peupleraies actuelles.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Jacqueline Bouchard, Monique Choquette, Roxane Lajeunesse, Line Rochefort et Charles Taschereau pour l'aide précieuse qu'ils ont apportée sur le terrain. Ivan Grenier et Guy Frumignac ont participé à l'élaboration des figures et Chantale Lainey à la copie du manuscrit. Cette recherche a été financée par le CRSNG, le FCAR et le MAIN. Les commentaires de MM. Gilles Gagnon et Vincent Gérardin furent grandement appréciés.

RÉFÉRENCES

- ABRAHAMSON, W. G. (1980): Demography and vegetative reproduction, in *Demography and Evolution in Plant Populations*, O. T. Solbrig (édit.), p. 89-106, Oxford Blackwell Scientific Publications.
- BARNES, B. V. (1966): The clonal growth habit of American aspens, *Ecology*, 47: 439-447.
- COMTOIS, P. (1977): *Structure d'une population clonale de Populus balsamifera L. à la limite des forêts, Rivière-aux-feuilles, Nouveau-Québec*, mémoire de fin d'études, Université Laval, Québec, 18 p.
- COMTOIS, P. et PAYETTE, S. (1984): Représentation actuelle et subactuelle des peupleraies au Nouveau-Québec, *Géographie physique et Quaternaire*, 38: 123-133.
- COMTOIS, P., PAYETTE, S. et SIMON, J. P. (1986): Clonal constitution and sex ratio in northern population of balsam poplar, *Holarctic Ecology*, 9: 251-260.
- COOK, R. E. (1983): Clonal plant populations, *American Scientist*, 71: 244-253.
- DANSEREAU, P. (1959): Phytogeographia laurentiana. II. The principal plant associations of the Saint Lawrence valley, *Contributions de l'Institut botanique de l'Université de Montréal*, n° 75.
- DOUST, L. L. et DOUST, J. L. (1982): The battle strategies of plants, *New Scientist*, 95: 81-84.
- FRALISH, J. S. (1969): *Sites indices and rate of conversion in Northern Wisconsin quaking aspens*, Ph.D. dissertation, University of Wisconsin, Madison.
- GRAHAM, S. A., HARRISON, R. P. et WESTELL, C. E. (1963): *Aspens Phoenix trees of the Great Lakes region*, University of Michigan Press, 265 p.
- HAGGET, P. (1973): *L'analyse spatiale en géographie humaine*, Armand Colin, Paris, 390 p.
- HAMMOND, R. et McCUALLAG, P. S. (1974): *Quantitative techniques in geography*, Clarendon Press, Oxford, 31 p.
- HANSEN, H. L. et KURMIS, V. (1972): Natural succession in north central Minnesota, in *Aspen. Symposium Proceedings*, USDA, Forest Service Report Nc-1, p. 59-66.
- HOFF, C. C. (1957): A comparison of soils, climate and biota of conifer and aspen communities in the central Rocky mountains, *American Midland Naturalist*, 58: 115-140.
- KEMPERMAN, J. A. et BARNES, B. V. (1976): Clone size in American aspens, *Canadian Journal of Botany*, 54: 2603-2607.
- LÉGÈRE, A. et PAYETTE, S. (1981): Ecology of a black spruce clonal population in the hemiarctic zone, northern Quebec: Population dynamics and spatial development, *Arctic and Alpine Research*, 13: 261-276.
- McARTHUR, R. M. et WILSON, E. D. (1967): *The theory of island biogeography*, Princeton University Press, 203 p.

- McKEAGUE, J. A. (1977): Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols, Commission canadienne de pédologie, 223 p.
- MUELLER-DOMBOIS, D. et ELLENBERG, H. (1974): *Aims and methods of vegetation ecology*, John Wiley & Sons, New York, 547 p.
- PAYETTE, S. (1973): Contribution à la pédologie de la zone hémis-arctique: région de Poste-de-la-Baleine, *Naturaliste canadien*, 100: 123-163.
- PAYETTE, S. et FILION, L. (1975): Écologie de la limite septentrionale des forêts maritimes, Baie d'Hudson, Nouveau-Québec, *Naturaliste canadien*, 102: 783-802.
- PAYETTE, S. et GAGNON, R. (1979): Tree line dynamics in Ungava Peninsula, northern Quebec, *Holarctic Ecology*, 2: 239-248.
- PAYETTE, S. et LEPAGE, E. (1977): La flore vasculaire du Golfe de Richmond, baie d'Hudson, *Provancheria*, n° 7, 68 p.
- PELTON, J. (1953): Studies on the life history of *Symphoricarpos occidentalis* in Minnesota, *Ecological Monograph*, 23: 17-39.
- ROE, E. I. (1965): *Populus*, in *Silvics of forest trees of the United States*, USDA, Forest Service, Agriculture Handbook, n° 271.
- SHIELDS, W. J. et BOCKHEIM, J. G. (1981): Deterioration of trembling aspends in clones of the Great Lakes region, *Canadian Journal of Forest Research*, 11: 530-537.
- STENEKER, G. A. (1973): The size of trembling aspen clones in Manitoba, *Canadian Journal of Forest Research*, 3: 472-478.